

УДК 551.46.072:51

МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ СОСТОЯНИЯ ОСНОВНЫХ ПАРАМЕТРОВ ЭКОСИСТЕМЫ ШЕЛЬФА СЕВЕРНОГО КАСПИЯ В УСЛОВИЯХ БИОЛОГИЧЕСКОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ

© 2018 Соловьёва Н.В.*, Шиганова Т.А.***, Лобковский Л.И.

Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН, Москва 117997;
e-mail: * solocceanic@yandex.ru, ** shiganov@ocean.ru

Поступила в редакцию 23.03.2018

В работе представлен расчёт изменения состояния экосистемы шельфа в условиях биологического загрязнения на основе математической модели годового цикла её основных параметров. В качестве примера выбран район Северного Каспия, в качестве биологического загрязнения – воздействие чужеродных для экосистемы видов на примере вселенца гребневика *Mnemiopsis leidyi*. С помощью математической модели экосистемы шельфа на фоне рассчитанного ранее годового цикла основных пелагических параметров экосистемы была проведена декомпозиция модели с учётом нового блока, отвечающего за функционирование вселенца – гребневика. Расчёты для трёх заданных вариантов внешних условий показали работоспособность модели для решения задач перестройки структуры экосистемы и прогноза последствий присутствия агрессивного вселенца.

Ключевые слова: математическое моделирование, экосистема, шельф, биологическое загрязнение, вселенец-гребневик.

Введение

В последние десятилетия в связи с быстрой и резкой сменой состояния шельфовых акваторий, подверженных антропогенным воздействиям, выделилась проблема перестройки трофической структуры экосистем, обусловленная вселением и функционированием чужеродных видов. Такие процессы инвазии происходят как во внутренних морях (Чёрное, Азовское, Каспийское [Шиганова и др., 2001; Умербаева и др., 2012]), так и в Арктических акваториях [Матишов и др., 2011] и в других районах Мирового океана, что приводит к сокращению биоразнообразия, нарушению устойчивости экосистем и истощению пищевых ресурсов водоёма. При рассмотрении вселенцев в качестве биологического загрязнения особое значение приобретает прогноз состояния шельфовых экосистем и оценка экологического риска в их присутствии [Соловьёва, Лобковский, 2015]. Исследование этой проблемы необходимо проводить всеми известными методами, включая полевые

и дистанционные наблюдения, а также математическое моделирование на основе экосистемного подхода [Беляев, Кондуфорова (Соловьёва), 1990; Лобковский, Соловьёва, 2008; Соловьёва, 2016].

В настоящей работе с помощью математической модели исследовалось состояние экосистемы Северного Каспия при условии вселения и функционирования в ней гребневика *Mnemiopsis leidyi*. В связи с важностью этого региона Каспия, особенно для России, были проведены специальные модельные расчёты по влиянию загрязнений, поступающих из рек, и воздействию вселенца гребневика *Mnemiopsis leidyi* на экосистему Северного Каспия.

Гребневик *Mnemiopsis leidyi* был впервые обнаружен в Среднем Каспии в ноябре 1999 г. [Шиганова и др., 2001]. Позже с помощью генетического анализа установлено, что он был занесён из Чёрного моря, а в Чёрное

море – из прибрежных вод Флориды с балластными водами нефтеналивных танкеров, курсирующих через Волго-Донской канал [Ghabooli, Shiganova et al., 2010].

Наблюдаемый ежегодный занос мнемипсиса из Южного через Средний в Северный Каспий и колоссальное возрастание биомассы и численности гребневика в нём в летне-осенний период затрагивают все трофические уровни от продуцентов до консументов, оказывая в конечном счёте негативное влияние на состояние биоресурсов моря. Отмечено, что с развитием и увеличением биомассы гребневика произошло изменение численности и биомассы фитопланктона, резкое уменьшение численности и биомассы зоопланктона, сокращение их видового разнообразия, снижение численности анчоусовидной и большеглазой кильки и других рыб планктофагов, и, как следствие, сокращение запасов ценных осетровых видов рыб [Шиганова и др., 2003; Shiganova et al., 2004]. Развитие гребневика сопровождается воздействием не только на биоту моря, но также и на абиотические процессы: например, увеличивается скорость трансформации биогенных веществ в водоёме и их содержание. Учтено множество процессов различного генезиса и большое количество параметров экосистемы помог опыт предыдущих исследований с помощью математической модели экосистем Чёрного и Каспийского морей [Беляев, Кондуфорова (Соловьёва), 1990; Соловьёва, 2016; Лобковский, Соловьёва, 2008; Соловьёва, Лобковский, 2008а, 2008б; Соловьёва, Лобковский, 2015].

Материал и методы

Район работ

Северный Каспий по географическому положению, морфологии, конфигурации дна, солевому и температурному режимам, водному балансу и биологической продуктивности резко отличается от других частей моря. Являясь мелководным районом, он содержит немногим более 1% общего объёма воды, но его суммарный годовой сток рек составляет более

88% всего стока речных вод в Каспии [Умербаева и др., 2012]. Более 80% биогенного и органического вещества поступает в его северную часть со стоком Волги. Рыбопродуктивность Северного Каспия в 15 раз выше, чем в других районах моря, а рыбные уловы составляют 80–90% от уловов всего Каспия [Иванов, Сокольский, 2000].

Материал

Для математического моделирования состояния основных параметров экосистемы Северного Каспия, проведения численных экспериментов, анализа полученных результатов использовались данные полевых наблюдений и их анализ Шигановой и др. [2003], Shiganova et al. [2004], Ивановым и Сокольским [2000], Умербаевой и др. [2012].

Методы

Получить достаточно достоверный прогноз последствий биологических загрязнений для состояния экологической системы шельфа Каспия по отдельным её компонентам довольно затруднительно. Необходимо рассматривать экосистему и её реакцию на появление чужеродных видов в целом. В качестве инструмента исследований была использована модель экосистемы шельфа [Беляев, Кондуфорова (Соловьёва), 1990], имеющая блочную трёхуровневую структуру. На первом уровне моделирования учитываются отдельные процессы. Чаще всего они устанавливаются эмпирически. Это выражения для законов гидромеханики, оптики, термодинамики, закономерности химических процессов, фотосинтеза, изменение биомассы организмов. Взаимодействие процессов представлено моделями второго уровня: гидротермодинамический блок (ГТД), гидробиологический блок (ГБ) и гидрохимический блок (ГХ). Возможность моделировать экологические процессы появляется только с помощью модели третьего уровня, которая объединяет модели второго уровня в замкнутую систему. Реальный объект описывается моделью не одного какого-либо уровня, а иерархической последовательностью моделей,

описывающих реальную систему с возрастающей степенью приближения к её свойствам [Беляев, Кондуфорова (Соловьёва), 1990].

На первом этапе для решения задачи прогнозирования последствий вселения чужеродных видов проводилось моделирование основных агрегированных параметров экосистемы, характерных для шельфовых вод Северного Каспия. В качестве таких параметров были использованы биомассы фитопланктона U_1 , зоопланктона U_3 , водорослей макрофитов U_2 , рыб U_7 , концентрации биогенных элементов – соединений азота U_4 и фосфора U_5 , концентрации взвешенного и растворённого органического вещества U_6 . Постановка задачи моделирования экологической системы шельфа была дана в работе [Беляев, Кондуфорова (Соловьёва), 1990]. По адаптированной для Северного Каспия модели проводились расчёты для всех семи компонент модели экосистемы [Соловьёва, Лобковский, 2008б; Соловьёва, 2016]. В настоящей работе проведена декомпозиция модели. В неё был включён блок хищного зоопланктона U_8 , что имитирует присутствие в экосистеме гребневика *Mnemiopsis leidy*. На фоне годовой динамики всех семи основных параметров экосистемы была рассчитана годовая динамика биомассы гребневика U_8 .

Биологическими процессами, учитываемыми в модели экосистемы шельфа, являются процессы трансформации веществ при прохождении ими трофических уровней. Обычно во всех работах, посвящённых динамике биомассы биологических видов, последняя обычно описывается дифференциальными уравнениями 1-го порядка, правая часть которого состоит из членов, относящихся к процессам ассимиляции, дыхания, отмирания и выедания консументами более высоких трофических уровней [Беляев, Кондуфорова (Соловьёва), 1990]:

$$\frac{dU_i}{dt} = \sum_{k=1}^8 a_{ik} u_k + F_i \quad (1)$$

где первое слагаемое справа обусловлено внутренними взаимодействиями в системе, a_{ik} – коэффициенты, отвечающие за эти взаимодействия, u_k и U_i – основные компоненты экосис-

темы, а F_i – обусловлено влиянием внешних границ. При этом основной зависимостью, включаемой в модель при учёте этих процессов, является зависимость скорости образования вещества соответствующей компоненты V_i от влияющих на неё факторов [Беляев, Кондуфорова, 1990]: $V_i = V_i(X_1, \dots, X_n, T, L)$, где X_j – концентрация j -го вещества; T – температура; L – освещённость водной среды. Если вклад факторов можно считать аддитивным, выражение для V_i представляется в виде

$$V_i = \sum_j V_{ij}(X_j, T, L)$$

Для фитопланктона (первое слагаемое уравнения (1)) учитывается следующий коэффициент [Беляев, Кондуфорова (Соловьёва), 1990; Соловьёва, 2016]:

$$a_{11} = P_1 + M_{61} - E_1(T) \quad (2)$$

P_1 – скорость фотосинтеза фитопланктона, определяемая по принципу Либиха:

$P_1 = \min(P_{10}, P_{14}, P_{15})$, где P_{10} – P_{14} , P_{15} – скорости фотосинтеза, лимитируемые соответственно освещённостью солнечным светом, концентрациями биогенных соединений азота и фосфора. В экспериментах обычно устанавливается число делений клеток фитопланктона в сутки, то есть константа деления клеток – k_{ij} , где $j = 0, 4, 5$ относятся к случаям, когда в роли лимитирующих факторов выступают по отдельности свет, азот или фосфор. Величины P_{ij} могут быть выражены через кон-

станты деления: $P_{ij} = \frac{\ln 2}{t_c} k_{ij}$

где t_c – время, равное суткам. M_{61} – отвечает за увеличение биомассы фитопланктона за счёт поглощения растворённого органического вещества; $E_1(T)$ – смертность, не связанная с хищниками.

В качестве исходных соотношений для константы k_{ij} используем результаты работы [Беляев, Кондуфорова (Соловьёва), 1990]. Константа деления клеток, в зависимости от освещённости, описывается соотношением:

$$k_{11} = k_{1M} (1 - e^{-\gamma L}), \quad (3)$$

где L – доля освещённости, относящаяся к

фотосинтетически активной радиации (ФАР), которая в реальном водоёме изменяется с глубиной, γ – коэффициент, связанный с освещённостью, k_{1M} – максимальное значение скорости деления.

Константа делений клеток фитопланктона при лимитировании фотосинтеза соединениями азота (k_{14}) и фосфора (k_{15}) была аппроксимирована выражениями [Беляев, Кондуфорова (Соловьёва), 1990]:

$$k_{14} = \frac{k_{4M}U_4}{N_M + U_4}, \quad k_{15} = k_5^0 + \frac{(k_{5M} - k_5^0)U_5}{P_M + U_5} \quad (4),$$

где $k_{4M} = k_{5M} = const$ значения скорости деления; N_M, P_M – константы, k_5^0 – скорость деления клеток фитопланктона, не равная нулю при нулевой концентрации фосфора в среде. Указанные здесь и далее константы приведены в работе [Беляев, Кондуфорова (Соловьёва), 1990]. Серии численных экспериментов по исследованию вариаций экологических параметров в диапазонах их значений от 1 до 7 были проведены с константами k_{1M}, k_{4M}, k_{5M} , и представлены в работе [Соловьёва, Лобковский, 2008б].

Для агрегированных компонент модели зоопланктона U_3 и гребневика U_8 введено следующее обозначение κ_{ij} – усвояемость i -й компоненты потребляющей её j -й компонентой. Тогда коэффициенты уравнения для U_3 и U_8 в (1) имеют вид:

$$\begin{aligned} a_{13} &= \kappa_{13}M_{13}; & a_{63} &= \kappa_{63}M_{63}; & a_{68} &= \kappa_{68}M_{68}; \\ a_{38} &= -(1 - \kappa_{38})M_{38} - E_3(T) \end{aligned} \quad (5)$$

где a_{13} – характеризует прирост биомассы U_3 за счёт потребления фитопланктона; a_{63} и a_{68} – обусловлены потреблением и усвоением неживого органического вещества; a_{38} – определяет убыль биомассы зоопланктона за счёт потребления его гребневиком и естественной смертностью, не связанной с хищниками.

Величина F_i в уравнении (1) для всех переносимых течением компонент определяется на основе расчёта водообмена на границах области [Иванов, Сокольский, 2000]. Пусть величина Q – суммарный поток втекающих глубин-

ных вод из Среднего Каспия, Q_2 – поток втекающих поверхностных вод, Q_1 – суммарный поток вытекающих вод, W – поток волжских вод, а V – общий объём вод Северного Каспия. Тогда имеем

$$VF_i = Q_2U_{is} + QU_{ib} + WU_{id} - Q_1U_i \quad (6),$$

где U_{is} – концентрация i -й компоненты в поверхностных водах Среднего Каспия; U_{ib} – в глубинных водах Среднего Каспия; U_{id} – в водах Волги. Из соотношения баланса вод

$Q_1 = Q_2 + Q + W$ следует $Q_2 + Q_1 - Q = W$. С учётом этого в выражении (6) получаем:

$$F_i = \frac{Q_1}{V}(U_{is} - U_i) + \frac{Q}{V}(U_{ib} - U_{is}) + \frac{W}{V}(U_{id} - U_{is}) \quad (7).$$

Потоки в модели задавались на основе обобщённых данных наблюдений и модельных оценок [Иванов, Сокольский, 2000; Лобковский, Соловьёва, 2008; Соловьёва, Лобковский, 2008б; Соловьёва, 2016]. Система обыкновенных дифференциальных уравнений (1) с сильной нелинейностью в правой части, описывающая существующие связи между основными компонентами экосистемы Северного Каспия, решалась методом Рунге-Кутты второго порядка точности с шагом по времени 2 часа.

Расчёт годового цикла всех семи основных компонент экосистемы без учёта хищного зоопланктона приведён в предыдущих работах [Лобковский, Соловьёва, 2008; Соловьёва, Лобковский, 2008а, 2008б; Соловьёва, 2016]. В настоящей статье представлены модельные расчёты с учётом гребневика для трёх вариантов задания внешних условий. 1. В нормальных естественных условиях без учёта аварийных антропогенных воздействий. 2. В «тяжёлых» естественных условиях: при пониженной освещённости и недостатке биогенных веществ. 3. В «тяжёлых» естественных условиях и осуществлении аварийного сброса загрязняющих веществ во время начала весенней вспышки фитопланктона.

В последнем случае для выражений (5) дополнительно принималась экспоненциальная зависимость смертности зоопланктона $E_3(T, \kappa, t)$ от степени токсичности κ , количества загрязняющего вещества t (в относительных единицах) и температуры T :

$$E_3(T, \chi, t) = E_{3min} (1 + \lambda \chi) E_{3min} \exp[A_{Ci}(T - T_{min})] \quad (8).$$

где E_{3min} – значение смертности зоопланктона при минимальной температуре. A_{Ci} – константа, определённая из условия $E_3 = E_{3max}$ при $T = T_{max}$, где T_{max} – максимальная температура воды; t – время.

Серии численных экспериментов с моделью для вариантов 1–3 проводились с целью выявить работоспособность модели, её адекватность реальному объекту и возможность прогнозировать с её помощью последствия вселиения в экосистему чужеродных видов. В модель входит большое количество коэффициентов, изменение каждого из которых отражается на результатах моделирования. Численные эксперименты помогли выявить коэффициенты, к которым модель наиболее чувствительна. Значимыми из них оказались: максимальные скорости деления клеток фитопланктона, константа освещённости на поверхности водоёма, показатель вертикального ослабления облучённости, коэффициент смертности, не связанной с хищниками [Соловьёва, Лобковский, 2008а, 2008б].

Заметим, что пространственно-однородная модель (бокс-модель) основных агрегированных компонент экосистемы является самостоятельным идеализированным объектом, которому приписаны свойства, отвечающие характерным свойствам реальной неоднородной по пространству и сложной по составу экосистемы Северного Каспия. Исследование пространственно однородной модели, основанное на численных экспериментах с последующим сравнением с натурными данными, даёт возможность ответить на вопрос, какие из свойств реальной системы присущи пространственно однородной системе, а какие обусловлены неоднородностью её свойств в пространстве.

Результаты

На рисунках 1–3 представлены результаты модельного расчёта годового цикла фитопланктона, растительного зоопланктона, и хищного зоопланктона – гребневика, которые показали для биомассы фитопланктона три характерных максимума – весенний, летний и небольшой осенний. Для первого варианта численных экспериментов при нормальных

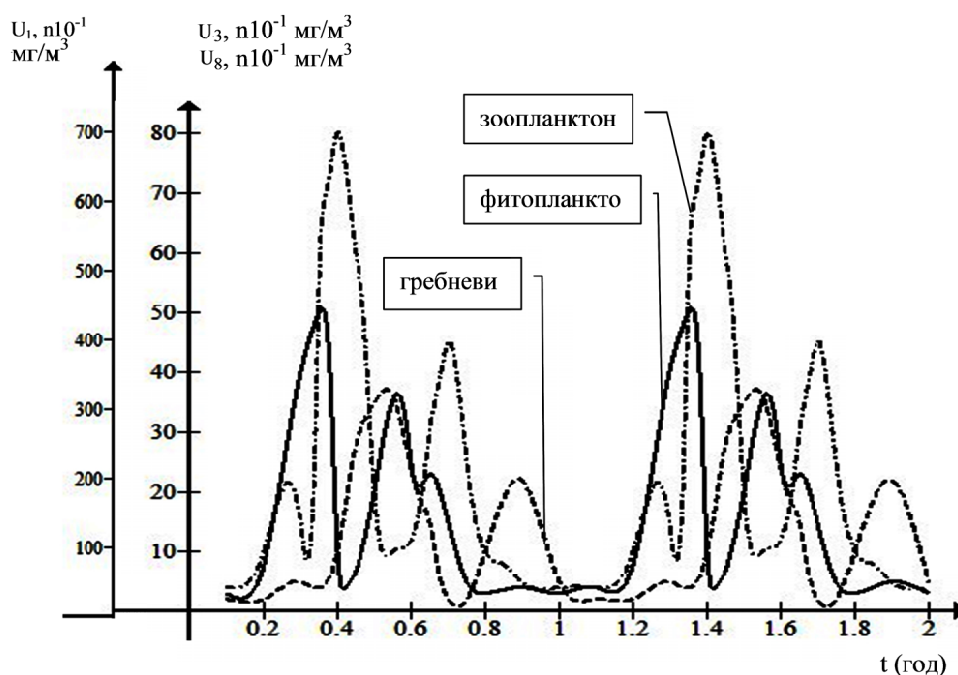


Рис. 1. Модельный расчёт значений годового хода биомасс фитопланктона U_1 (—), зоопланктона U_3 (- · - ·) и гребневика U_8 (- - -) в мг/м³ при нормальных естественных условиях.

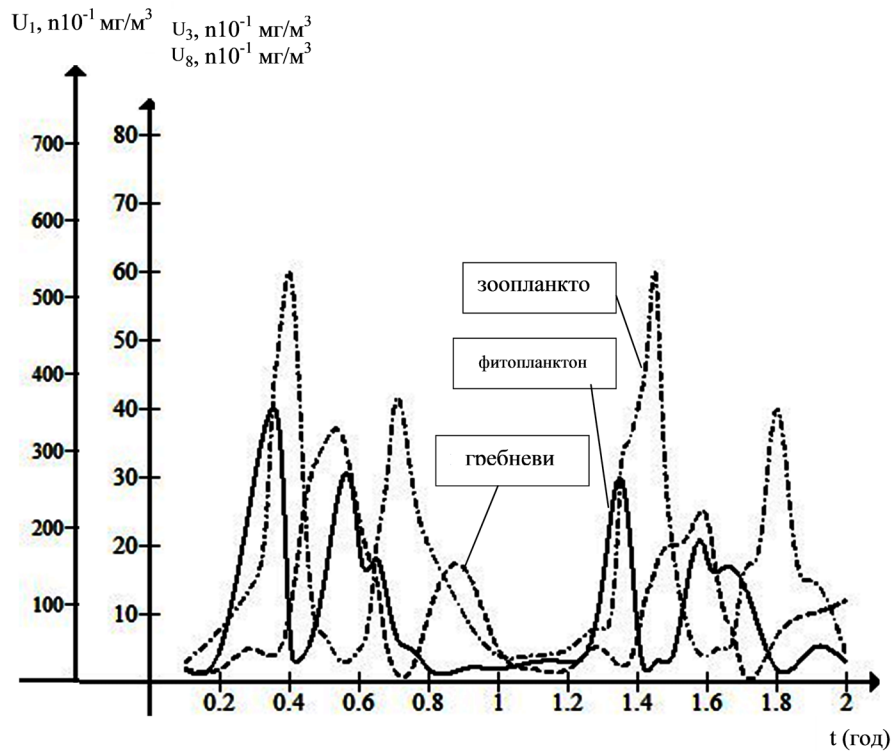


Рис. 2. Модельный расчёт значений годового хода биомасс фитопланктона U_1 (—), зоопланктона U_3 (- · - ·) и гребневика U_8 (- - -) в $\text{мг}/\text{м}^3$ в неблагоприятных естественных условиях: при пониженной освещённости и недостатке биогенных веществ.

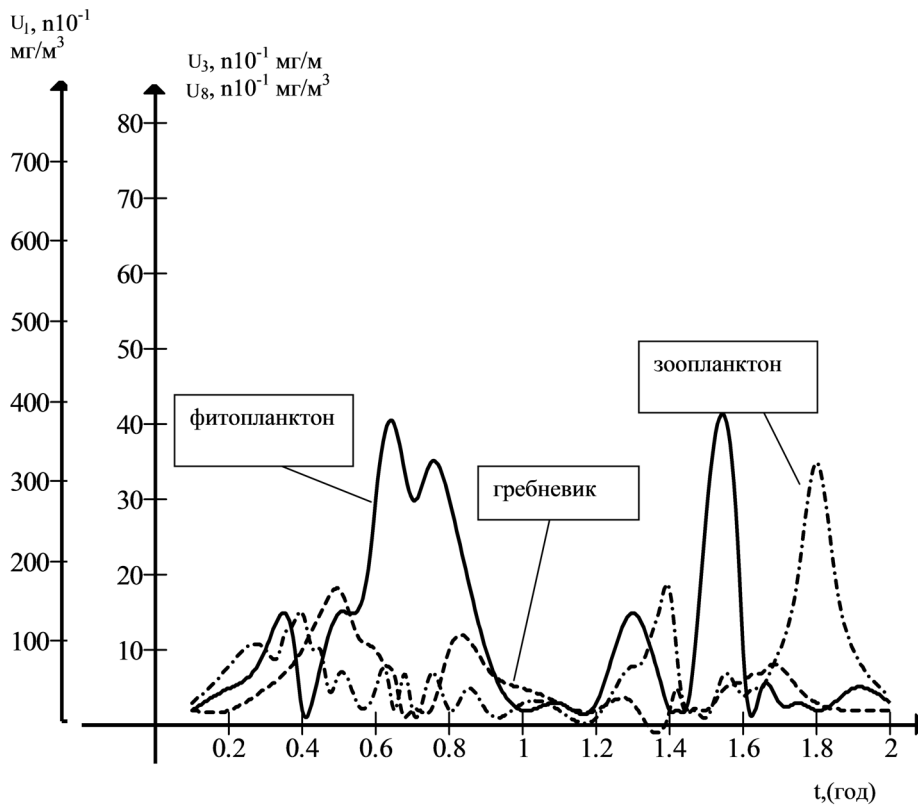


Рис. 3. Модельный расчёт значений годового хода биомасс фитопланктона U_1 (—), зоопланктона U_3 (- · - ·) и гребневика U_8 (- - -) в $\text{мг}/\text{м}^3$ при неблагоприятных естественных условиях и осуществлении аварийного сброса загрязняющих веществ во время начала весенней вспышки фитопланктона.

естественных условиях рассчитанные максимумы повторяются и на второй год расчёта. Весенний максимум биомассы фитопланктона приходится на начало биологической весны – апрель. В этот период при температуре воды 1–25 °С наблюдается интенсивное развитие фитопланктона с преобладанием диатомовых и зелёных водорослей. Росту биомассы фитопланктона благоприятствует отсутствие активного выедания водорослей зоопланктоном.

По данным натурных наблюдений, величина суммарной биомассы фитопланктона в апреле может достигать 2.5–3 г/м³ [Иванов, Сокольский, 2000]. Для диатомовых, доля которых преобладает в суммарной биомассе, это значение составляет до 2 г/м³.

Наибольшие значения биомассы фитопланктона наблюдаются в летний период. Осенью такое увеличение незначительно и наблюдалось не всегда. Так, в 2009 г. биомасса осенью была ниже летней в среднем в 1.8 раза [Салманов, 1999]. В разные годы средние величины биомассы водорослей изменялись в пределах 1.74–5.24 мг/м³ (летом) и 2.02–4.68 мг/м³ (осенью) [Салманов, 1999]. Наблюдения 2002–2010 гг. и последующих лет выявили широ-

кий диапазон количественных показателей весеннего развития фитопланктона на акватории Северного Каспия. По результатам наблюдений в августе 2002 г. (рис. 4), суммарная биомасса фитопланктона колебалась от 79.9 до 280.7 мг/м³, цианобактерий – от 30.7 до 208.2 мг/м³, диатомовых – от 6.2 до 46 мг/м³, зелёных – от 0.33 до 52.4 мг/м³. Средняя биомасса по всему району составляла 180±73 мг/м³, численность составляла 195590±114070 кл./л, что характерно для нижнего предела мезотрофных вод [Shiganova et al., 2004]. Однако реальная биомасса и численность фитопланктона, вероятно, была на 20–30% выше, за счёт неучтённых фракций: пикопланктона (< 2 мкм) и мелких фитофлагеллат (4–8 мкм).

В разные годы средние величины биомассы фитопланктона изменялись в пределах 1.5–5.5 мг/м³ [Салманов, 1999]. Вселение гребневика, потребляющего зоопланктон, снизил пресс на фитопланктон, количественные показатели которого возросли в последнее десятилетие [Shiganova et al., 2004]. Модельный расчёт показал максимальное значение биомассы агрегированного фитопланктона 3–5 г/м³ (рис. 1, первый и второй максимумы значений биомассы).

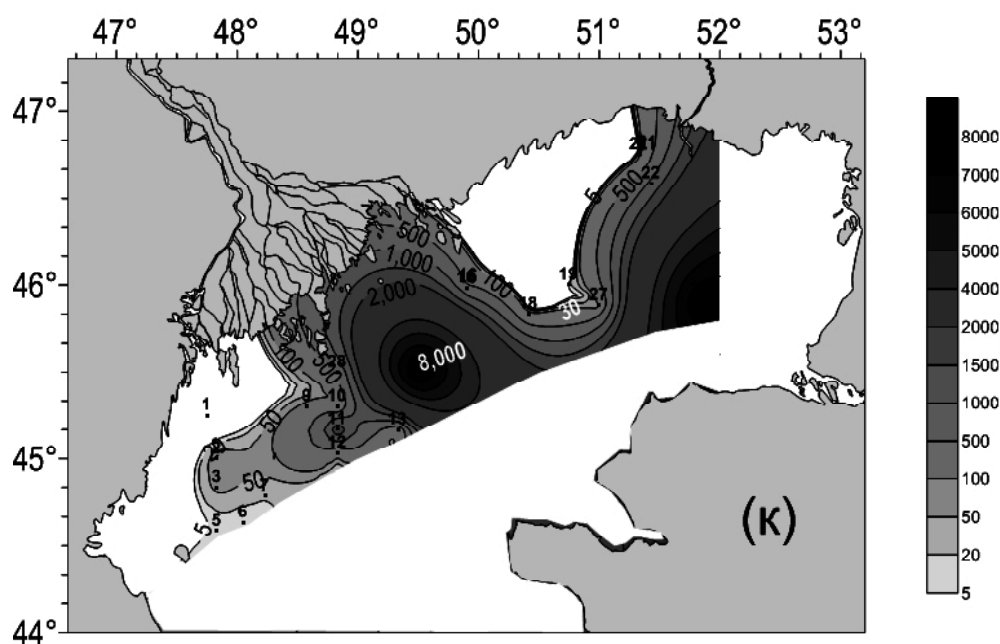


Рис. 4. Распределение биомассы фитопланктона (мг/м³) по данным полевых наблюдений в августе 2002 г.

Конец биологической весны приходится на июнь, обусловленный изменением видового состава фитопланктона. Суммарная биомасса по наблюдениям снижается до $1.2\text{--}2\text{ г/м}^3$ [Иванов, Сокольский, 2000]. Модельный расчёт также выявил падение значений биомассы фитопланктона в период между весной и летом (рис. 1, первый минимум). Летний максимум биомассы фитопланктона, рассчитанный по модели, дал более низкие значения (рис. 1, второй максимум). С характерным для осени снижением температуры происходит снижение биомассы фитопланктона, составляющее по многолетним данным полевых наблюдений в октябре от $1\text{--}2\text{ г/м}^3$ [Иванов, Сокольский, 2000] до $2\text{--}3\text{ мг/м}^3$ [Салманов, 1999]. Осенний максимум биомассы фитопланктона, по наблюдениям, меньше летнего в 2–3 раза. Рассчитанное по модели для октября значение биомассы фитопланктона $0.8\text{--}1\text{ г/м}^3$ согласуется с данными наблюдений с хорошей точностью (рис. 1). Такой результат расчёта отражает правильно выбранный в модели временной диапазон изменения доминирующих видов планктона – теплолюбивых и холодолюбивых.

Сезонное увеличение биомассы зоопланктона следует за сезонным пиком биомассы

фитопланктона с запаздыванием по времени, что отражает трофическую связь между данными компонентами (рис. 1). Расчёт дал два максимума зоопланктона: весенний с максимальной биомассой 800 мг/м^3 и летне-осенний – до 500 мг/м^3 . По наблюдениям, количественные характеристики развития зоопланктона варьировали в широком диапазоне величин: средняя численность зоопланктона в летний период 2005–2010 гг. колебалась от 110 до 800 тыс. экз./ м^3 и биомасса от 900 до 6000 мг/м^3 . Осенью эти показатели были в основном ниже летних и составляли, соответственно, 45–300 тыс. экз./ м^3 и 350–1900 мг/м^3 [Салманов, 1999]. Наблюдения показали снижение к осени численности зоопланктона в 2.5 раза, а биомассы в 3.7 раза, что свидетельствует о выедании его гребневиком [Салманов, 1999; Шиганова и др., 2003]. В августе 2002 г., по данным наблюдений, видовой состав зоопланктона, его численность и биомасса существенно различались в пределах исследованной акватории Северного Каспия (рис. 5).

Это, возможно, связано, прежде всего, с резкими изменениями гидрологических характеристик, в первую очередь солёности. В западной части района были отмечены рез-

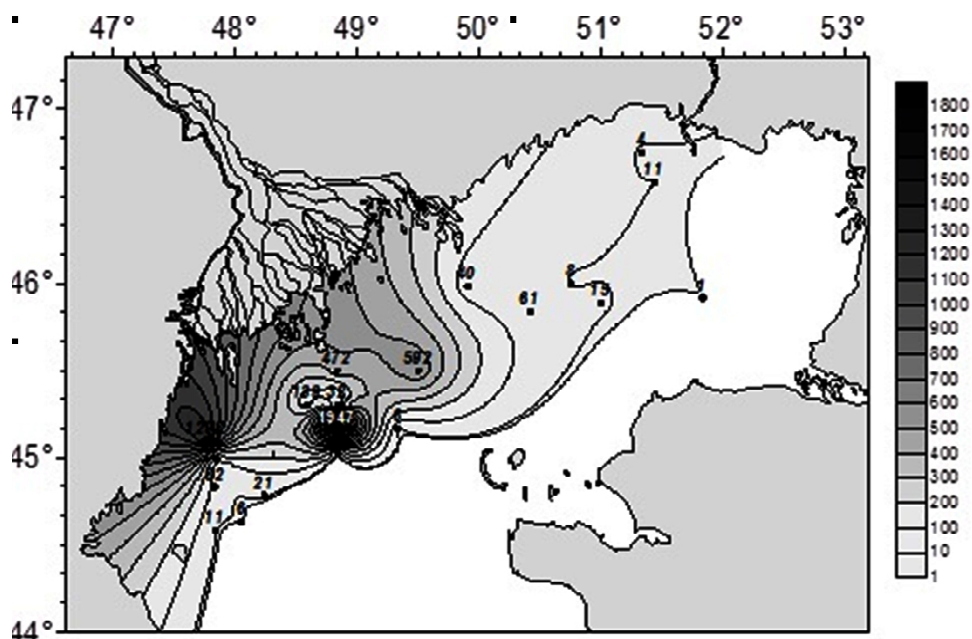


Рис. 5. Распределение биомассы зоопланктона (мг/м^3) по данным полевых наблюдений в августе 2002 г. [Шиганова и др., 2003] (цифрами показаны величины биомассы на станциях).

кие изменения численности даже на близко расположенных станциях, при этом количественные показатели зоопланктона в целом были относительно высокими. В более опреснённых районах, находящихся под влиянием стока Волги, доминировали Rotifera (*Brachionus diversicornis*, *B. plicatilis* и *Asplanchna priodonta*) и Cladocera – *Bosmina longirostris* и *Podonevadna trigona*. Численность Copepoda была невысокой, среди них доминировали Cyclopoida – *Halicyclops robustus*. Численность Calanoida (*Heterocope caspia* и *Acartia tonsa*) была ниже. Меропланктон был представлен личинками *Vivalvia*, на некоторых станциях они были довольно многочисленны. Южнее, с повышением солёности, менялось соотношение доминирующих видов. Из коловраток преобладающим видом стал *Brachionus plicatilis*, а также *Keratella tropica* и *Asplanchna priodonta*. Cladocera были представлены почти исключительно *Podonevadna trigona*, у Copepoda многочисленными были все стадии, включая науплиусов *Acartia tonsa*, что свидетельствует о её размножении. Значительную часть проб со-

ставлял меропланктон, представленный, главным образом, личинками *Vivalvia*, однако в местах, где мнемииопсис был многочислен, их биомасса резко падала. На предустьевых станциях западного района численность зоопланктона изменялась от 60 740 до 397 050 экз./м³, южнее – от 19 720 до 21 400 экз./м³, на самых южных, где был встречен мнемииопсис, от 3001 до 5831 экз./м³ (рис. 5) [Шиганова и др., 2003].

Максимумы биомассы гребневика следуют с запаздыванием за пиками значений биомассы зоопланктона. Расчёт показал два таких максимума – летний и осенний (рис. 1), соответствующие интенсивному развитию гребневика в Северном Каспии (рис. 6) [Шиганова и др., 2003].

Гребневик мнемииопсис был обнаружен на всех южных станциях западной части Северного Каспия при солёности ? 4.24‰ (рис. 6). На более северных станциях, где солёность была ниже, мнемииопсис не был обнаружен. Наибольшие концентрации и наибольшее количество мелких особей и личинок обнаружено при солёности более 6‰. Такое обилие

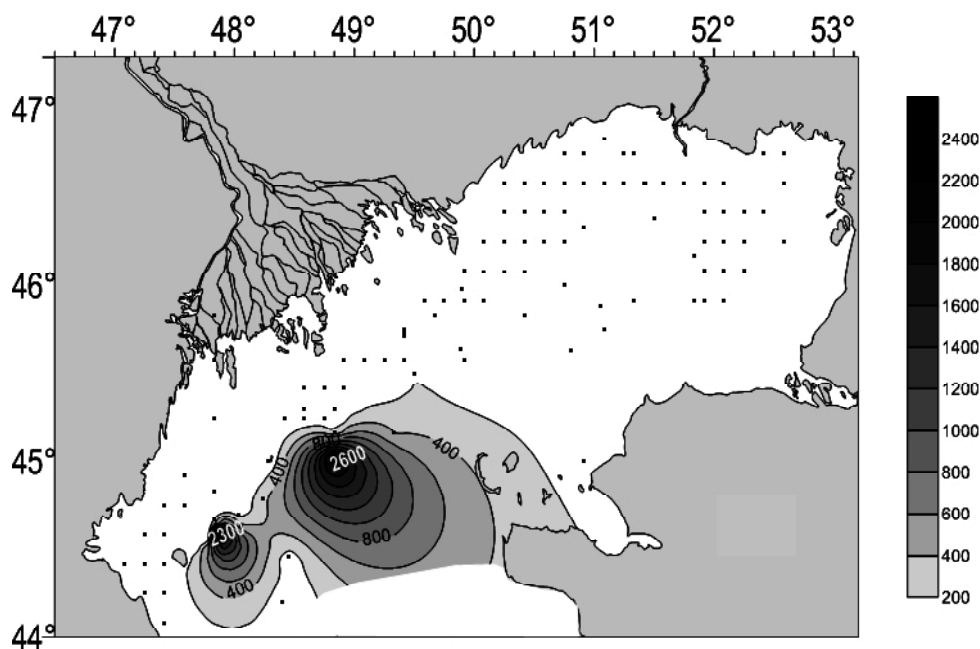


Рис. 6. Распределение численности мнемииопсиса (экз./м³) по данным полевых наблюдений в августе 2002 г. (цифрами показаны величины численности на станциях) [Шиганова и др., 2003].

мнемиопсиса было характерно, как правило, для самых южных станций разрезов в западной части полигона, где численность была 2260–2680 экз./м³, а биомасса – 462–464 мг/м³. Корреляция численности гребневика с солёностью была высокой ($r=0.714$). Средняя суммарная численность по всему юго-западному району была 244 экз./м³, а биомасса – 68.7 мг/м³. Во всём районе исследования мелкие особи (<5 мм) и личинки составляли 64%, особи длиной от 5 до 10 мм – 22%, самые крупные (более 30 мм) составляли только 2%, размер самого крупного экземпляра был 52 мм, наибольшее количество мелких особей было встречено на самых южных станциях [Шиганова и др., 2003].

Во втором варианте численных экспериментов имитировались «тяжёлые» естественные условия: пониженная освещённость и недостаток биогенных элементов. В этом случае расчёт не выявил осеннего максимума фитопланктона на фоне общего снижения абсолютных значений биомасс фито- и зоопланктона (рис. 2). При пониженной скорости деления клеток фитопланктона расчёт по модели показал не только снижение общей биомассы фитопланктона и зоопланктона, но и уменьшение числа максимумов. Для фитопланктона рассчитаны только два максимума: весенний с максимальным значением биомассы 4000 мг/м³ и летний с максимальным значением биомассы 3000 мг/м³ (рис. 2). В остальном годовой ход всех трёх компонент сохранился качественно неизменным при более низких абсолютных значениях биомасс. Отметим, что высокие значения биомасс гребневика влияют не только на биологические параметры экосистемы, но и на оптические характеристики водного слоя, как в результате присутствия огромной биомассы гребневика, так и в результате выделения им слизи [Шиганова и др., 2001], которые, в свою очередь, могут быть значимы для процесса продуцирования органического вещества. Результаты моделирования состояния экосистемы при различных значениях максимальной скорости деления клеток фитопланктона были получены в предыдущих работах [Соловьёва, Лобковский, 2008б].

Третий вариант модельных экспериментов имитировал наличие антропогенного воздействия типа «аварийный сброс загрязняющих веществ» во время весеннего максимума фитопланктона в «тяжёлых» естественных условиях. Другими словами, рассматривалась наиболее неблагоприятная ситуация совместного действия негативных естественных и антропогенных условий [Соловьёва, 2018]. Расчёт показал пятикратное снижение весеннего максимума фитопланктона (рис. 3, первый максимум). Далее это воздействие распространилось на всю трофическую цепь. Рассчитанный годовой ход биомассы зоопланктона уже не имел летнего и осеннего максимумов, а весенний – был в два раза меньше по абсолютным значениям биомассы (рис. 3). В результате снижения численности зоопланктона фитопланктон дал значительную вспышку биомассы в летние месяцы, что сымитировало процесс восстановления популяции после экстремального воздействия (рис. 3, второй год расчёта).

Заключение

По результатам многолетних наблюдений (2000–2015 гг.) установлено, что основа ареала мнемиопсиса в Каспийском море сформировалась в Южном Каспии, где, в отличие от других районов, он встречается круглый год [Шиганова и др., 2001; Shiganova et al., 2004]. Весной, с потеплением, популяция *M. leidy* увеличивается за счёт роста особей и начавшегося размножения и распространяется на север, сначала в южную часть Среднего Каспия в апреле-мае, затем в северную часть Среднего Каспия в июне-июле. В конце июля – начале августа мнемиопсис появляется в Северном Каспии, где он встречается при солёности не ниже 4‰ [Shiganova et al., 2004]. Исследования в районе обитания мнемиопсиса показали, что в результате его развития происходит значительная структурно-функциональная перестройка экосистемы, приводящая к изменению продукционно-деструкционных процессов. Мнемиопсис может жить и размножаться в местах высоких концентраций зоопланктона, что ведёт к резкому уменьшению численности, биомассы и видового разнообра-

разия кормового зоопланктона, включая и мезопланктон. Уменьшение численности зоопланктона фитофагов, в свою очередь, обуславливает увеличение количественных показателей фитопланктона, его структуры и биоразнообразия. Продукты жизнедеятельности мнемииопсиса, перерабатываемые бактериопланктоном, оказывают влияние на содержание биогенных элементов и на другие гидрохимические параметры среды. Таким образом, *M. leidyi* благодаря потреблению растительноядного зоопланктона, экскреции биогенов и выделению слизи опосредованно регулирует динамику фитопланктона, хлорофилла и микроранктона в летний период.

Проведённые численные эксперименты с моделью экосистемы показывают возможность её использования для анализа состояния шельфовых акваторий в условиях появления чужеродных для данного района видов, в данном случае гребневика *Mnemiopsis leidyi*. В модели учитываются компоненты экосистемы и процессы различного генезиса, поэтому результаты расчёта могут отражать не только перестройку трофической структуры биологических параметров экосистемы, но и изменения абиотических компонент – концентраций взвешенного органического вещества, оптических и акустических свойств водных слоёв. Поэтапное моделирование сложной экосистемы шельфа представляется процедурой из многих последовательных шагов, на каждом из которых сохраняется значительная неопределённость результатов моделирования. По этой причине, несмотря на количественный характер расчётов, можно говорить лишь о возможных тенденциях изменения состояния экосистемы при соответствующих вариациях управляющих воздействий. В диагностических расчётах для того, чтобы получаемые выводы были достаточно надёжными, на каждом этапе моделирования должна проводиться независимая проверка результатов расчёта по материалам натурных и дистанционных наблюдений [Лобковский, Соловьёва, 2008]. Вместе с тем, метод математического моделирования и модельные расчёты открывают возможность прогнозировать перестройку струк-

туры морских экологических систем при вселении чужеродных видов.

Работа выполнена в рамках государственного задания ФАНО России (темы № 0149-2018-0033 и № 0149-2018-0015).

Литература

- Беляев В.И., Кондуфорова (Соловьёва) Н.В. Математическое моделирование экологических систем шельфа. Киев: Наукова думка, 1990. 240 с.
- Иванов В.И., Сокольский А.Ф. Научные основы стратегии защиты биологических ресурсов Каспийского моря от нефтяного загрязнения. Астрахань: Изд-во КаспНИРХа, 2000. 181 с.
- Лобковский Л.И., Соловьёва Н.В. Моделирование годового и спектрального хода гидрооптических характеристик на основе модели экосистемы шельфа и дистанционных наблюдений // Океанология. 2008. Т. 48. № 2. С. 307–318.
- Матишов Г.Г., Моисеев Д.В., Любина О.С. и др. Гидробиологические индикаторы циклических изменений климата Западной Арктики в XX–XXI вв. // Наука Юга России. 2011. Т. 7. № 2. С. 54–68.
- Салманов М.А. Экология и биологическая продуктивность Каспийского моря. Баку, 1999. 397 с.
- Соловьёва Н.В. Исследования экологической системы шельфа Северного Каспия на основе математического моделирования // Экологические системы и приборы. 2016. № 6. С. 21–32.
- Соловьёва Н.В. Моделирование изменений трофической структуры экологической системы шельфа при смене доминирующих видов // Экологические системы и приборы. 2018. № 1. С. 41–49.
- Соловьёва Н.В., Лобковский Л.И. Анализ чувствительности модели экосистемы шельфа к вариациям её основных параметров на примере расчёта оптических характеристик Северного Каспия // Экологические системы и приборы. 2008а. № 1. С. 32–39.
- Соловьёва Н.В., Лобковский Л.И. Совместное исследование чувствительности модели экосистемы шельфа и её оптических характеристик к вариациям скорости фотосинтеза фитопланктона для калибровки модели // Экология промышленного производства. 2008б. № 2. С. 18–26.
- Соловьёва Н.В., Лобковский Л.И. Моделирование эколого-экономического риска при освоении шельфа // ДАН. 2015. Т. 464. № 3. С. 356–360.
- Умербаева Р.И., Попова Н.В., Саркисян Н.А. Характеристика планктона мелководной части Северного Каспия // Юг России: экология, развитие. 2012. № 1. С. 43–49.
- Шиганова Т.А., Камакин А.М., Жукова О.П. и др. Вселенец в Каспийское море – гребневик *Mnemiopsis* и первые результаты его воздействия на пелагическую экосистему // Океанология. 2001. Т. 41. №4. С. 542–549.

Шиганова Т.А., Сапожников В.В., Мусаева Э.И., Доманов М.М., Булгакова Ю.В., Белов А.А., Зазуля Н.И., Зернова В.В., Кулешова А.Ф., Сокольский А.Ф., Имирбаева Р.И., Микуиза А.С. Условия, определяющие распределение гребневика *Mnemiopsis leidyi* и его влияние на экосистему Северного Каспия // Океанология. 2003. Т. 43. № 5. С. 716–733.

Ghabooli S., Shiganova T.A., Zhan A., Cristescu M., Eghtesadi-Araghi P., MacIsaac H. Multiple introductions and invasion pathways for the invasive ctenophore

Mnemiopsis leidyi in Eurasia // Biological Invasions. 2010. Doi: 10.1007/s10530-010-9859-8.

Shiganova T.A., Dumont H., Sokolsky A.F., Kamakin A.M., Tinenkova D., Kurasheva E.K. Population dynamics of *Mnemiopsis leidyi* in the Caspian Sea, and effects on the Caspian ecosystem // The Ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in the Black, Caspian and Mediterranean Seas and other aquatic invasions / Eds. H. Dumont, T. Shiganova, U. Niermann– NATO ASI Series. Vol. 35. 2. Environment. Dordrecht; Boston; London: Kluwer Academic Publishers, 2004. P. 71–111.

MATHEMATICAL MODELING OF THE MAIN PARAMETERS OF THE NORTH CASPIAN SHELF ECOSYSTEM UNDER IMPACT OF BIOLOGICAL POLLUTION

© 2018 Solovjova N.V.*, Shiganova T.A.**, Lobkovsky L.I.

P.P. Shirshov Institute of Oceanology, the Russian Academy of Sciences,
117997, Moscow, Nakhimovsky prospect, 36;
e-mail: * soloceanic@yandex.ru, ** shiganov@ocean.ru.

We present the assessment of the change in the shelf ecosystem state under biological pollution basing on mathematical model of the annual cycle of its main pelagic parameters. As an example, the Northern Caspian region was chosen, and the impact of invader *Mnemiopsis leidyi* on the ecosystem was taken as biological pollution. On the base of calculated previously annual cycle of the main ecosystem pelagic parameters, the decomposition of the model in consideration of a new block responsible for functioning of invader *M. leidyi* was carried out. The simulations of three specified scenarios of ambient conditions showed the effectiveness of the model for the processes of ecosystem structure changes and predicting of the consequences of aggressive invader presence.

Key words: mathematical modeling, ecosystem, continental shelf, biological pollution, invasive ctenophore.